

УДК 591.478;568.193.11;551.762.3

Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2016. Вып. 3

С. В. Савельев, В. Р. Алифанов

ПОКРОВНЫЕ ПРИДАТКИ ПОЗДНЕЮРСКИХ ПТИЦЕТАЗОВЫХ ДИНОЗАВРОВ ИЗ ЗАБАЙКАЛЬЯ И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПЕРА*

Обсуждено значение покровных придатков, обнаруженных у позднеюрских представителей птицетазовых динозавров таксона Ornithopoda из местонахождения Кулинда (Забайкалье). Характерный для них тип покровных придатков — щетинковая чешуя — квалифицирован как промежуточный между обычной чешуей пресмыкающихся и пером динозавров или птиц. Предложена гипотеза происхождения пера путем пространственного изменения щетинковой чешуи. Библиогр. 10 назв. Ил. 1.

Ключевые слова: динозавры, Ornithopoda, поздняя юра, Забайкалье, Россия, щетинковая чешуя, перо.

S. V. Saveliev^{1,2}, V. R. Alifanov^{1,2}**SKIN APPENDAGES OF THE LATE JURASSIC ORNITHISCHIAN DINOSAURS FROM TRANSBAIKALIA AND A PROBLEM OF THE FEATHER ORIGIN**

¹ Research Institute of Human Morphology RAS, 3, ul. Tsurupy, Moscow, 117418, Russian Federation; braincase@yandex.ru, valifan@paleo.ru

² Borissiakian Paleontological Institute RAS, 123, Profsoyuznaya ul., Moscow, 117647, Russian Federation; braincase@yandex.ru, valifan@paleo.ru

We discuss the evolutionary significance of integumentary remains discovered in the late Jurassic ornithischian dinosaurs of the taxon Ornithopoda from the Kulinda locality (Transbaikalia). The fossil finds demonstrate an uncommon type of skin appendage — the bristle scale. It represents an intermediate stage between the reptile scale and the dinosaur and bird feather. The hypothesis of the origin of the feather from the spatially changed bristle scale is proposed. Refs 10. Figs 1.

Keywords: dinosaurs, Ornithopoda, Late Jurassic, Transbaikalia, Russia, bristle scale, feather.

Ключевой в действующей системе взглядов на эволюцию динозавров является гипотеза родства теропод и птиц. Особенно убедительной она показалась вместе с открытиями, начавшимися почти 25 лет назад в Северо-Восточном Китае, скелетов раннемеловых теропод с остатками покровов в виде удлинённых придатков, в том числе перьев птичьего типа. В типичном виде у птиц перо имеет цилиндрическое основание, которое переходит в стержень, поддерживающий опахало из сцепленных друг с другом бородок. Для пера птиц установлены защитная, механорецепторная, демонстрационная, термоизоляционная и полётная функции. Они же свойственны и динозаврам. Сомнение вызывает только способность к эффективной термоизоляции, которая у птиц возникла с развитием под покровными перьями пухового слоя. Такого сочетания перьев у динозавров не выявлено.

Традиционно считается, что перо происходит от чешуи пресмыкающихся, поскольку у птиц на самом начальном этапе зачаток пера оформляется как чешуя. Далее он погружается краями в глубину кожи и захватывает внутрь себя участок мезодермы с сосудами (через них затем будут поддерживаться ростовые процес-

С. В. Савельев (braincase@yandex.ru), В. Р. Алифанов (valifan@paleo.ru): Научно-исследовательский институт морфологии человека РАН, Российская Федерация, 117418, Москва, ул. Цурюпы, 3; Палеонтологический институт РАН, Российская Федерация, 117647, Москва, Профсоюзная ул., 123.

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 13-05-00302 и № 16-05-00408).

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

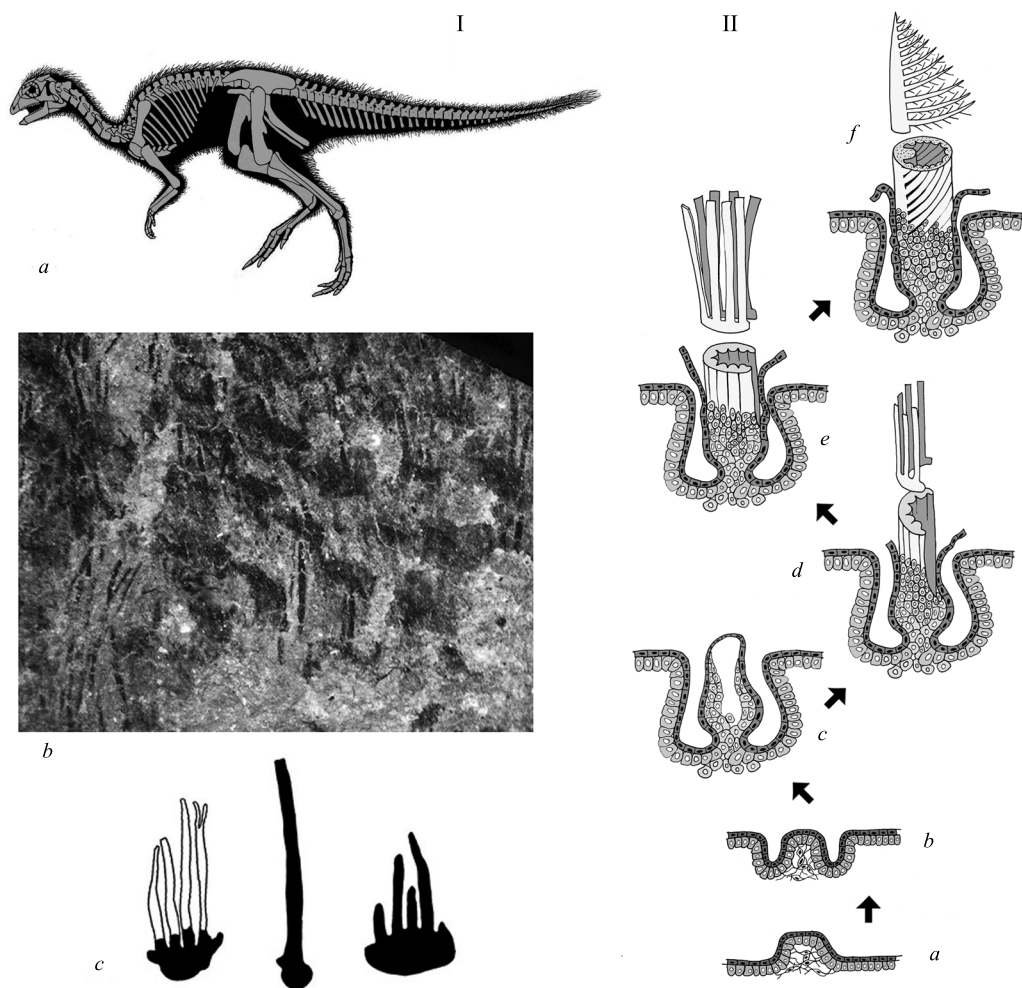
сы). Верхняя часть внутреннего слоя будущего пера дифференцируется на серию выступающих внутрь гребней, участвующих в процессе образования бородок [1, 2]. Перо также признается эволюционным новшеством, которое сложилось из серии эмбриональных и морфологических «изобретений». Последовательность появления последних обычно видится в соответствии с ходом развития отдельного пера у птиц. Данные по покровам динозавров, как считается, этой картине не противоречат.

У динозавров известно около десятка морфотипов удлинённых покровных структур [3, 4]. Их большая часть имеет стержень, как у пера птичьего типа, а меньшая — составляет структуры, которые иногда называются «нестержневым пером». В число последних включают нитевидные образования, получившие название «протоперо», и пучки (параллельные или расходящиеся радиально) волокон с общим основанием. Нестержневые производные имели место не только у теропод, но и у птицетазовых динозавров. У гетеродонтозаврида [5] они выглядят как протоперья, а у пситтакозаврида [6] имели вид удлинённых щетинок. Связь нестержневых структур друг с другом и со стержневыми типами неясна.

Современные представления об эволюции покровов динозавров могут быть дополнены материалами из открытого несколько лет назад на территории Забайкальского края России местонахождения Кулинда. Основная часть органических остатков здесь приурочена к отложениям укुरейской свиты, имеющей озерный генезис и предположительно титонский возраст [7]. Наиболее массовой группой животных в Кулинде являются птицетазовые динозавры (*Ornithischia*), которые принадлежат двум видам таксона *Ornithopoda*: *Daurosaurus olovus* (*Hypsilophodontidae*; рис. 1, I а) и *Kulindapteryx ucureicus* (*Jeholosauridae*) [8]. Их находки в Кулинде представлены в виде отпечатков на породе изолированных костей, нередко сопровождающихся покровными образованиями в виде чешуй, внешний край которых расщеплён на несколько полосок — «щетинок» (рис. 1, I б, с). Этот тип кожных придатков назван нами «щетиноквая чешуя» [9, 10]. Ранее у птицетазовых динозавров он не отмечался.

На образцах щетиноквые чешуи представлены изолированно или образуют окружающие кости дермальные поля. «Щетинки» всегда являются продолжением общего основания. Последнее представляет собой тонкую пластинку с округлым проксимальным краем. Ее ширина колеблется от 2 до 6,5 мм, а расстояние от проксимального до разветвленного дистального края составляет от 2 до 5 мм. Собственно щетинки имеют ширину 0,1–0,3 мм и толщину до 0,03 мм. Длина некоторых из них доходит до 72 мм. На образцах встречаются чешуи с 3–8 щетинками, хотя наиболее распространенный вариант содержит 3–4 щетинки. Имеет место и монощетиновый вариант, соответствующий протоперу. По цвету щетиноквые чешуи всегда отличаются от породы. Установлено несколько вариантов окраски: темная, двуцветная и неопределенная (рис. 1, I с). Максимальная пигментация в двуцветном варианте приходится на базальную часть и основание щетинок. Нами предполагается, что такая окраска обусловлена расположением базального участка в дерме.

В целом щетиноквые чешуи напоминают нестержневые покровные придатки теропод, но отличаются от них уплощением и немногочисленностью щетинок. Данные о разной длине щетинок, погружении щетиноквых чешуй в дерму и их



Покровы позднелюрских динозавров из местонахождения Кулинда в Забайкалье (I) и реконструкция эволюционного преобразования чешуи пресмыкающихся (a, b) в перо (f) через стадию щетинковой чешуи (II), представленную тремя морфотипами (c–e):

I — некоторые структурные детали: a — реконструкция контура тела по скелету даурозавра (*Daurosaurus olovus*), с учетом удлиненных покровных придатков; b — отпечатки на породе щетинковых чешуй; c — варианты строения и окраса щетинковых чешуй.

изолированном захоронении наводят на предположение о том, что покровные образования у кулиндийских орнитопод обладали пролонгированной фазой роста и выпадением при линьке. Эти детали позволяют представить щетинковую чешую морфотипом, промежуточным между простой чешуей и пером.

Среди покровных остатков орнитопод из Кулинды обнаруживаются щетинковые чешуи, обладающие дугообразным в сечении изгибом их оснований. Эта пространственная особенность наталкивает на допущение об эволюционной преемственности обсуждаемых покровных придатков и пера. Например, происхождение главных особенностей последнего может быть связано с преобразованием

щетинковой чешуи в трубковидную структуру. Тубулярность объясняет появление очина, который, таким образом, оказывается гомологом основания щетинковой чешуи. В этом случае щетинки гомологичны бородкам пера.

Цепочка преобразований на пути возникновения пера выглядит следующим образом (рис. 1, II). На первом этапе происходит выделение на чешуе герминативной зоны, связанной с формированием щетинок. Параллельно удлинению щетинок идет погружение базального края чешуи вглубь дермы, видимо, для увеличения механической устойчивости удлинённой структуры. Биологическая причина таких изменений могла быть связана с отказом от периодической и сплошной линьки, усилением механической защиты и соматической чувствительности. Второй этап в предлагаемой реконструкции является ключевым. Он связан с формированием тубулярности щетинковой чешуи. На третьем этапе возникли складки мальпигиевого слоя путем бокового слияния зон базального роста щетинок. В результате возникла возможность формирования бородок. В сокращенном виде этот морфогенез сохранился у пера птиц.

Не исключено, что перья возникали в эволюции различных групп динозавров и птиц независимо. На это указывает большое разнообразие их типов в рамках теропод, а также достаточно простой механизм преобразования морфогенеза чешуи в морфогенез пера.

Литература

1. Stettenheim P. The integument of the birds // *Avian Biology* / Eds D.S. Farmer, J.R. King. New York: Acad. Press, 1972. Vol. II. P.9–31.
2. Xu R. F., Wu W., Xu H. Investigation of feather follicle development in embryonic geese // *Poultry Science*. 2007. Vol. 86, N 9. P.2000–2007.
3. Xu X., Zheng X., You H. Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers // *Nature*. 2010. Vol. 464, N 7293. P.1338–1341.
4. Zhang F., Zhou Zh., Dyke G. Feathers and 'feather like' integumentary structures in Liaoning birds and dinosaurs // *Geol. J.* 2006. Vol. 41, N 3–4. P.395–404.
5. Zheng X., You H., Xu X. et al. An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with filamentous integumentary structures // *Nature*. 2009. Vol. 458, N 7236. P.333–336.
6. Mayr G., Peters D. S., Plodowski G. Bristle-like integumentary structure at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus* // *Naturwissenschaften*. 2002. Vol. 89, N 8. P.361–365.
7. Алифанов В.Р. Об открытии позднелурских динозавров в Забайкалье // Доклады АН. 2014. Т. 455, № 4. С. 412–423.
8. Алифанов В.Р., Савельев С.В. Два новых птицеподобных динозавра (*Hypsilophodontia*, *Ornithopoda*) из поздней юры России // Палеонтол. журн. 2014. № 4. С. 72–82.
9. Алифанов В.Р., Савельев С.В., Терещенко Е.Ю. и др. Строение кожных покровов у птицеподобных динозавров (*Hypsilophodontia*, *Ornithopoda*) из поздней юры Забайкалья // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 72–80.
10. Савельев С.В., Алифанов В.Р. Новый тип кожных дериватов у птицеподобных динозавров из поздней юры Забайкалья // Доклады АН. 2014. Т. 456, № 2. С. 251–253.

Для цитирования: Савельев С.В., Алифанов В.Р. Покровные придатки позднелурских птицеподобных динозавров из Забайкалья и проблема происхождения пера // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. Вып. 3. С. 131–135. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.322

References

1. Stettenheim P. The integument of the birds. *Avian Biology*. Eds D.S. Farmer, J.R. King. New York, Acad. Press, 1972, vol. II. pp. 9–31.
2. Xu R. F., Wu W., Xu H. Investigation of feather follicle development in embryonic geese. *Poultry Science*, 2007, vol. 86, no. 9, pp. 2000–2007.

3. Xu X., Zheng X., You H. Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature*, 2010, vol. 464, no. 7293, pp. 1338–1341.
4. Zhang F., Zhou Zh., Dyke G. Feathers and 'feather like' integumentary structures in Liaoning birds and dinosaurs. *Geol. J.*, 2006, vol. 41, no. 3–4, pp. 395–404.
5. Zheng X., You H., Xu X. et al. An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with filamentous integumentary structures. *Nature*, 2009, vol. 458, no. 7236, pp. 333–336.
6. Mayr G., Peters D.S., Plodowski G. Bristle-like integumentary structure at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus*. *Naturwissenschaften*, 2002, vol. 89, no. 8, pp. 361–365.
7. Alifanov V.R. Ob otkrytii pozdneiurskikh dinozavrov v Zabaikal'e [The Discovery of Late Jurassic Dinosaurs in Russia]. *Doklady AN*, 2014, vol. 455, no. 4, pp. 412–423. (In Russian)
8. Alifanov V.R., Saveliev S. V. Dva novykh ptitsetazovykh dinozavra (Hypsilophodontia, Ornithopoda) iz pozdnei iury Possii [Two new ornithischian dinosaurs (Hypsilophodontia, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Russia]. *Paleontol. zhurn.*, 2014, no. 4, pp. 72–82. (In Russian)
9. Alifanov V.R., Saveliev S. V., Tereshchenko E. Iu. et al. Stroenie kozhnykh pokrovov u ptitsetazovykh dinozavrov (Hypsilophodontia, Ornithopoda) iz pozdnei iury Zabaikal'ia [Integument structure in ornithischian dinosaurs (Hypsilophodontia, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Transbaikalia]. *Paleontol. zhurn.*, 2014, no. 5, pp. 72–80. (In Russian)
10. Saveliev S. V. Alifanov V.R. Novyi tip kozhnykh derivatov u ptitsetazovykh dinozavrov iz pozdnei iury Zabaikal'ia [A new type of skin derivatives in ornithischian dinosaurs from the Late Jurassic of Transbaikalia]. *Doklady AN*, 2014, vol. 456, no. 2, pp. 251–253. (In Russian)

For citation: Saveliev S. V., Alifanov V.R. Skin appendages of the late jurassic ornithischian dinosaurs from Transbaikalia and a problem of the feather origin. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 3, pp. 131–135. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.322

Статья поступила в редакцию 13 января 2016 г., принята 23 апреля 2016 г.

Сведения об авторах:

Савельев Сергей Вячеславович — доктор биологических наук, профессор
 Алифанов Владимир Рудольфович — кандидат биологических наук
 Saveliev Sergey V. — Doctor of Biology, Professor
 Alifanov Vladimir R. — PhD